Труды Зоологического института РАН
Том 321, № 2, 2017, с. 180–198



УДК 569.723(571.53/.55)"624/627

ПОЗДНЕПЛЕЙСТОЦЕНОВАЯ ЛОШАДЬ *EQUUS (EQUUS) FERUS* (PERISSODACTYLA, EQUIDAE) ПРИБАЙКАЛЬЯ И ЗАБАЙКАЛЬЯ

Н.А. Пластеева[1]* и А.М. Клементьев[2]

[1]*Институт экологии растений и животных УрО РАН, ул. 8 Марта 202, 620144 Екатеринбург, Россия; e-mail: plasteeva@rambler.ru*

[2]*Институт земной коры СО РАН, ул. Лермонтова, 128, 664033 Иркутск, Россия; e-mail: klem-al@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ

В работе изучены ископаемые остатки настоящих лошадей (*Equus* (*Equus*)) из позднеплейстоценовых отложений Прибайкалья и Забайкалья. Исследованный материал датирован второй половиной позднего плейстоцена, от каргинского интерстадиала до позднеледниковья, и происходит из 34 местонахождений, расположенных на территории от Приангарья до западного Забайкалья. Всего были проанализированы 18 целых и фрагментарных верхних и нижних челюстей, 34 изолированных зуба, 37 пястных и 56 плюсневых костей лошадей. Сравнительный анализ размеров зубов и костей конечностей показал сходство позднеплейстоценовых лошадей Прибайкалья и Забайкалья с синхронными лошадьми других регионов Северной Евразии – юга Восточной Европы, Урала, Западной и Северо-Восточной Сибири. Установлено, что степень морфологических отличий между группами ископаемых лошадей ниже, чем от близкородственного вида, – лошади Пржевальского (*Equus przewalskii*). По результатам исследования костные остатки лошадей Прибайкалья и Забайкалья отнесены к одному виду – *Equus ferus*, который в позднем плейстоцене имел циркумполярное распространение. Вариации размеров элементов скелета между популяциями лошадей являются проявлением внутривидовой изменчивости *E. ferus* и отражают локальные адаптации животных к среде обитания. Эта изменчивость не затрагивала основные пропорции костей конечностей, которые в течение позднего плейстоцена изменялись незначительно. Лошадь Пржевальского морфологически отличается от ископаемых лошадей по пропорциям дистальных отделов конечностей. В исследуемом регионе в течение позднего плейстоцена лошадь Пржевальского постоянно не обитала. Ареал этого вида в позднем плейстоцене располагался за пределами Северной Азии.

Ключевые слова: Забайкалье, лошади, Прибайкалье, поздний плейстоцен, таксономия, *Equus*

LATE PLEISTOCENE HORSE *EQUUS (EQUUS) FERUS* (PERISSODACTYLA, EQUIDAE) FROM THE CIS-BAIKAL AND TRANSBAIKALIA

N.A. Plasteeva[1]* and A.M. Klement'ev[2]

[1]*Institute of Plants and Animals Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 8 Marta str. 202, 620144 Yekaterinburg, Russia; e-mail: plasteeva@rambler.ru*

[2]*Institute of Earth crust, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Lermontov str. 128, 664033 Irkutsk, Russia; e-mail: klem-al@yandex.ru*

ABSTRACT

The paper presents morphological examination of caballoid horse remains (*Equus* (*Equus*)) from the Baikal region. The study area stretches from Angara river basin up to western Transbaikalia. Fossil material was dated to the second half of the Late Pleistocene, from Kargin Interstadial to the Late Glacial. In all 18 upper and lower jaws,

* *Автор-корреспондент / Corresponding author*

34 isolated teeth, 37 metacarpal and 56 metatarsal bones were measured. Comparative analysis of horse remains from the Cis-Baikal area, Transbaikalia, and contemporaneous material from the south of Eastern Europe, the Ural Mountains, Western and North-Eastern Siberia revealed marked intraspecific variation in the Late Pleistocene horses. Observed size variation in skeletal elements reflects temporal and regional variation in horse body size. Multivariate analysis showed that despite the significant size variation between local populations, fossil horses were homogeneous in their morphology. Relative proportions of metacarpal and metatarsal bones remained constant through the Late Pleistocene. Horse remains from the Cis-Baikal area and Transbaikalia were attributed to *Equus ferus* – a circumpolar species in the Late Pleistocene. Przewalski's horse (*Equus przewalskii*) differs from fossil horses by the relative proportions of the limb bones. Based on morphometric analysis we can conclude that *E. przewalskii* did not inhabit the Baikal region during the Late Pleistocene.

Key words: Cis-Baikal, *Equus*, horses, Late Pleistocene, taxonomy, Transbaikalia

ВВЕДЕНИЕ

В позднем плейстоцене на территории Северной Евразии обитали лошади 4 подродов: настоящие лошади – подрод *Equus*, полуослы – подрод *Hemionus*, ослы – подрод *Asinus* и полностью вымерший подрод лошадей *Sussemionus*. Представители подрода *Equus* на протяжении всего позднего плейстоцена были одними из наиболее распространенных копытных. Их находки широко представлены в палеонтологической летописи, а систематика этой группы нуждается в уточнении. Так, только для позднего плейстоцена региона были описаны несколько форм настоящих лошадей: *Equus latipes* Gromova, 1949 (Громова [Gromova] 1949) для Восточной Европы, *E. uralensis* Kuzmina, 1975 (Кузьмина [Kuzmina] 1985) для Урала, *E.* ex. gr. *gallicus* Prat, 1968 и *E. ferus* Boddaert, 1785 для Западной Сибири (Форонова [Foronova] 1990; Деревянко и др. [Derevianko et al.] 2003); *E. lenensis* Russanov, 1968 для севера Восточной Сибири (Русанов [Rusanov] 1968; Лазарев [Lazarev] 1980), *E. przewalskii* Poljakov, 1881 для юго-востока Западной Сибири и Забайкалья (Форонова [Foronova] 1990; Каспаров [Kasparov] 1986; Деревянко и др. [Derevianko et al.] 2003), а также *E. dalianensis* Zhow, Sun, Xu et Li, 1985 для Дальнего Востока (Кузьмина [Kuzmina] 1990). Однако молекулярно-генетические методы не подтвердили существования в позднем плейстоцене многочисленных видов лошадей. Согласно этим исследованиям все позднеплейстоценовые и современные настоящие лошади Старого Света характеризуются генетической однородностью и формируют монофилетическую группу в пределах подрода *Equus* (Veinstock et al. 2005; Orlando et al. 2009). В настоящий момент подрод *Equus* включает 2 вида: лошадь дикая (*E. ferus*) и лошадь Пржевальского (*E. przewalskii*). Последний иногда рассматривается как подвид *E. ferus* (Bennett and Hoffmann 1999), хотя обладает рядом морфологических (Громова [Gromova] 1949) и генетических (Bennett and Hoffmann 1999; Lau et al. 2009) особенностей. Причиной подобного несоответствия между морфологическими и молекулярно-генетическими данными является то, что при описании лошадей недостаточно учитывалась их внутривидовая изменчивость, которая проявлялась в размерах элементов скелета. Сравнительные анализы проводили по выборкам, которые могли содержать разновозрастный материал или были сформированы из нескольких местонахождений, охватывающих значительную территорию.

Согласно последним морфологическим исследованиям, выполненным на датированном при помощи радиоуглеродного метода материале, многочисленные виды настоящих лошадей среднего и позднего плейстоцена Западной Европы следует относить к одному виду *E. ferus*. Вид имел несколько географических и хронологических подвидов, сходных по пропорциям, но различавшихся размерами зубов и костей (van Asperen and Stefaniak 2011; van Asperen et al. 2012). Далее, на репрезентативном материале из Восточной Европы, Урала и юга Западной Сибири показано, что морфологические различия лошадей, которых ранее относили соответственно к *E. latipes*, *E. uralensis* и *E.* ex. gr. *gallicus*, являются проявлением географической и хронологической изменчивости вида *E. ferus* (Пластеева и др. [Plasteeva et al.] 2012; Пластеева [Plasteeva] 2013, 2016).

Целенаправленного изучения позднеплейстоценовых лошадей Прибайкалья и Забайкалья не проводилось. В публикациях представлены лишь сведения о количестве определенных костных остатков лошадей. Так, находки костей настоящих лошадей из верхнепалеолитических стоянок Прибайкалья в литературе описаны как принадлежащие виду *E. caballus* (Громова [Gromova] 1949; Ермолова [Ermolova] 1978) или приведены без видового названия – *Equus* sp. (Громов [Gromov] 1937; Арембовский [Arembovsky] 1958; Щетников и др. [Shchetnikov et al.] 2012, 2015). Видовое название *E. caballus* было дано домашней форме лошади и не может быть использовано для обозначения ее дикой формы (Gentry et al. 1996; International... 2003). В остеологических материалах Сухотино-4 в Забайкалье выявлены остатки двух крупных форм лошадей – *Equus* sp. (зубы и остатки посткраниального скелета) и *E. przewalskii* (несколько зубов) (Каспаров [Kasparov] 1986). Костные остатки лошадей из позднепалеолитических памятников северо-восточного Прибайкалья (местонахождения Кумора и Душелан) отнесены к *E. lenensis* (Калмыков [Kalmykov] 1990), а находки лошадей Забайкалья описаны без точной видовой принадлежности – *Equus* sp. (Оводов [Ovodov] 1987; Калмыков [Kalmykov] 1999; Калмыков и Шабунова [Kalmykov and Shabunova] 2006). Костные остатки лошади с позднепалеолитической стоянки Каменка были отнесены к мелкой форме *E. caballus* subsp. (Germonpre and Lbova 1996).

В настоящей работе мы обобщили сведения по находкам настоящих лошадей позднего плейстоцена Прибайкалья и Забайкалья. Накопленный к текущему моменту ископаемый материал, большая часть которого имеет радиоуглеродные датировки, позволяет применить новые подходы и методы анализа. Целью работы является изучение таксономического положения лошадей *Equus* (*Equus*) Прибайкалья и Забайкалья в позднем плейстоцене при помощи сравнительного морфологического анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Были изучены остеологические коллекции Института земной коры СО РАН, г. Иркутск (ИЗК), Иркутского государственного университета, г. Иркутск (ИГУ), Областного государственного учреждения Центр по сохранению историко-культурного наследия Иркутской области, г. Иркутск (ОГУ ЦСН), Музея Бурятского научного центра СО РАН, г. Улан-Удэ (БНЦ), Института археологии и этнографии СО РАН, г. Новосибирск (ИАЭТ) и Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург (ЗИН).

Исследуемый регион в физико-географическом отношении включает часть Средней Сибири (Приангарье), западное и восточное Прибайкалье, а также западное Забайкалье. Всего изучены 18 целых и фрагментарных верхних и нижних челюстей, 34 изолированных щечных зуба, 37 пястных и 56 плюсневых костей ископаемых лошадей из 34 местонахождений (Рис. 1). Скопления костных остатков происходят из культурных отложений археологических памятников, приурочены к аллювиальным отложениям или собраны в осыпи разреза.

Костный материал датирован радиоуглеродным методом, либо на основании стратиграфических или археологических данных. Часть материала датируется широко – поздним плейстоценом – и представляет собой сборы с берегов рек или находки без стратиграфической привязки, происходящие из многослойных комплексов. Радиоуглеродный возраст археологических памятников приведен по опубликованным работам (Кузьмин и др. [Kuzmin et al.] 2011; Клементьев [Klement'ev] 2013; Щетников и др. [Shchetnikov et al.] 2015; Липнина и Когай [Lipnina and Kogai] 2015).

Весь материал сгруппирован по периодам, соответствующим климато-стратиграфическим подразделениям позднего плейстоцена (Табл. 1). В таблице и тексте приведены некалиброванные даты.

Для сравнительного анализа размерных признаков использованы данные по позднеплейстоценовым лошадям других географических районов: юга Восточной Европы (Сунгирь, Костенки 14-2, Мезин, Дивногорье), Урала, Алтая и Кузнецкого Алатау (пещеры Логово Гиены, Окладникова, грот Проскурякова), Северо-Минусинской впадины (Куртакский археологический район), Северо-Восточной Сибири (Якутия, сборы с р. Яна). Радиоуглеродный возраст костного материала из Сунгиря и Костенок 14-2 соответствует невьянскому (каргинскому) интерстадиалу (Синицын и др. [Sinitsyn et al.] 1997; Kuzmin et al. 2014).

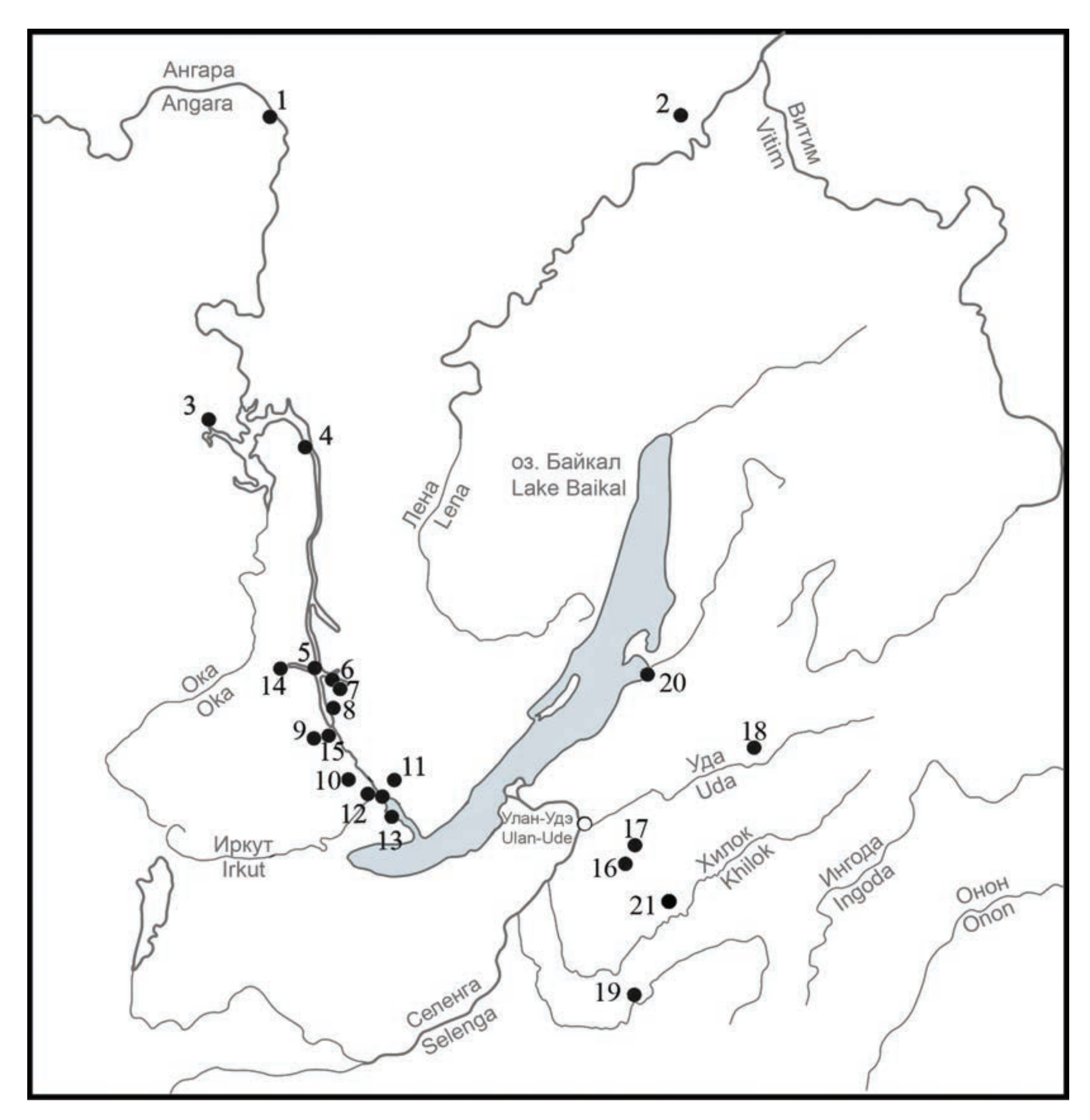


Рис. 1. Карта-схема местонахождений, костный материал из которых использован в работе. *1* – Усть-Ёдарма I и Ёдарма II, *2* – Телячиха, *3* – Вихоревка, *4* – Громы и Озерная Баля, *5* – Первомайский, *6* – Игетейский лог I, Игетейский пляж, Большой Нарын I и II, *7* –Усть-Алтан, *8* – Буреть, *9* – Мальта и Мальта-Мост, *10* – Усть-Одинск, *11* – Столбово I, *12* – Максимовщина карьер, Мамоны II, *13* – Иркутск (Пшеничная падь, Седова, Советская, Спартак, роща Звездочка,) и Герасимова I, *14* – р. Залари, *15* – устье р. Белой, *16* – Варварина Гора, *17* – Каменка, *18* – Хотык, *19* –Альбитуй и Шергольджин, *20* – Баргузинский залив, *21* – Баляга.

Fig. 1. Map of Late Pleistocene localities with horse remains: *1* – Ust-Yodarma I and Yodarma II, *2* – Telyachikha, *3* – Vikhorevka, *4* – Gromy and Ozernaya Balya, *5* – Pervomayskiy, *6* – Igiteyski Log I, Igiteyski plyazh, Bolshoy Naryn I and II, *7* – Ust-Altan, *8* – Buret', *9* – Mal'ta and Mal'ta-Most, *10* – Ust-Odinsk, *11* – Stolbovo I, *12* – Maksimovshchina quarry, Mamony II, *13* – Irkutsk (Pshenichnaya pad', Sedova, Sovetskaya, Spartak, Zvezdochka) and Gerasimova I, *14* – Zalari river, *15* – mouth of Belaya river, *16* – Varvarina Gora, *17* – Kamenka, *18* – Khotyk, *19* – Albitui and Shergoldzhin, *20* – Barguzinsky bay, *21* – Balyaga.

Материал из Мезина и Дивногорья 9 относится к позднеледниковью (Бессуднов и др. [Bessudnov et al.] 2012; Пластеева и др. [Plasteeva et al.] 2012). Кости лошадей из уральских местонахождений датируют невьянским (каргинским) интерстадиалом, первой и второй половиной полярноуральского (сартанского) стадиала (Пластеева и др. [Plasteeva et al.] 2012; Пластеева [Plasteeva] 2013). Костные остатки лошадей из алтайских пещер датируют каргинским интерстадиалом (Васильев и др. [Vasiliev et al.] 2008; Orlando et al. 2009), находки лошадей из Куртака и сборы с р. Яна не

Таблица 1. Позднеплейстоценовые местонахождения с костными остатками лошадей.

Table 1. Late Pleistocene localities with horse remains.

Период позднего плейстоцена (т.л.н.) / Period of the Late Pleistocene (kyr)	Прибайкалье / Cis-Baikal area	Забайкалье / Transbaikalia
Каргинский интерстадиал / Kargin interstadial (58–24)	Большой Нарын I / Bolshoy Naryn I, Большой Нарын II / Bolshoy Naryn II, Ёдарма II / Yodarma II, Мамоны II / Mamony II, Усть-Одинск / Ust-Odinsk	Варварина Гора, сл.2-4 / Varvarina Gora layer 2-4, Каменка / Kamenka, Хотык, сл.2-4 / Khotyk, layer 2-4, Шергольджин / Shergoldzhin
Каргинский интерстадиал – максимальная стадия сартанского стадиала / Kargin interstadial – Early Sartan stadial (58–17)	Буреть / Buret', Герасимова I / Gerasimova I, Иркутск (Седова, Советская, Спартак, роща Звездочка) / Irkutsk (Pshenichnaya pad', Sedova, Sovetskaya, Spartak, Zvezdochka)	–
Начальная стадия сартанского стадиала / Early Sartan stadial (24–17)	Мальта / Mal'ta, Игетейский Лог I / Igiteyski Log I, Столбово I / Stolbovo I	–
Позднеледниковье / Late Sartan stadial (17–10.2)	Мальта-Мост / Mal'ta-Most, Телячиха / Telyachikha	–
Поздний плейстоцен / Late Pleistocene (120–10.2)	Вихоревка / Vikhorevka, Громы / Gromy, река Залари / Zalari river, Игетейский пляж / Igiteyski plyazh, Иркутск (Пшеничная падь) / Irkutsk (Pshenichnaya pad'), Максимовщина карьер / Maksimovshchina quarry, Озерная Баля / Ozernaya Balya, Первомайский / Pervomayskiy, устье реки Белой / mouth of Belaya river , Усть-Алтан / Ust-Altan, Усть-Ёдарма I / Ust-Yodarma I	Альбитуй / Albitui, Баляга / Balyaga, Баргузинский залив / Barguzinsky bay

имеют точного возраста и отнесены к позднему плейстоцену. Общее количество сравнительного материала составило: 71 пястная и 81 плюсневая кость из местонахождений юга Восточной Европы; 66 пястных костей и 63 плюсневых кости из местонахождений Урала; 102 изолированных зуба, 19 пястных и 14 плюсневых костей из местонахождений Алтая и Кузнецкого Алатау; 34 пястных кости и 27 плюсневых костей из Куртака; 9 пястных костей и 22 плюсневых кости из Северо-Восточной Сибири.

Для решения вопроса о присутствии в позднем плейстоцене на юге Сибири лошади Пржевальского привлечены рецентные коллекции этого вида (Eisenmann V. Equus actuels et récemment éteints [online resource]; коллекции ЗИН РАН). Всего включены в анализ 54 верхних и 40 нижних челюстей, 49 пястных и 50 плюсневых костей *E. przewalskii*.

Изучали только среднестертые верхнекоренные (P3-4M1-2) и нижнекоренные (p3-4m1-2) зубы, пястные (os metacarpale III) и плюсневые (os metatarsale III) кости с приросшими эпифизами. Верхние и нижние вторые предкоренные (P2 и p2) и третьи коренные (M3 и m3) зубы исключены из рассмотрения, так как являются менее информативными объектами для видовой дифференциации лошадей. На костях конечностей лошадей половой диморфизм не выражен (van Asperen 2013), поэтому разделение материала по полу не проводили.

Измерение морфометрических признаков костей выполнено согласно общепринятой методике (Eisenmann et al. 1988) со следующими обозначениями промеров: 1 – наибольшая длина, 3 – ширина диафиза, 4 – поперечник диафиза, 5 – ширина проксимального конца, 6 – поперечник проксимального конца, 11 – ширина дистального конца, 12 – поперечник дистального конца на гребне, 14 – наибольший поперечник медиального мыщелка дистального конца. На щечных зубах измеряли коронарную длину и ширину, а также длину протокона на верхнекоренных зубах (Eisenmann et al. 1988). Относительную длину протокона верхнекоренных зубов высчитывали по формуле: длина протокона / длина зуба *100%.

Относительные пропорции пястных и плюсневых костей высчитывали по стандартным формулам: индекс ширины диафиза = ширина диафиза / наибольшая длина кости *100%; индекс выступания сагиттального гребня = наибольший поперечник медиального мыщелка дистального конца / поперечник дистального конца на сагиттальном гребне *100%.

Последующий анализ морфометрических признаков костей проводили методами описательной и параметрической (метод главных компонент) статистики. В анализе по методу главных компонент (ГК) использованы стандартизованные значения признаков. Для этого абсолютное значение каждого признака делили на центроидный размер экземпляра. Центроидный размер вычислен как корень из суммы квадратов значений признаков экземпляра (Нанова [Nanova] 2008). Стандартизация метрических данных позволяет минимизировать размерную изменчивость и может быть использована для оценки сходства формы изучаемых объектов (Нанова [Nanova] 2008). Результаты анализа ГК приводятся лишь для целых костей, на которых представлены изучаемые признаки (№ 1, 3–6, 11–12 для пястной кости и № 1, 3, 5–6, 11–12 для плюсневой кости). Анализ данных выполнен в программе Statistica 5.0 (StatSoft Inc., USA).

СИСТЕМАТИКА

Семейство Equidae Linnaeus, 1758

Род *Equus* Linnaeus, 1758

***Equus* (*Equus*) *ferus* (Boddaert, 1785)**

Материал. Большой Нарын I (P3-4, два p3-4, m1-2, три пястных кости, девять плюсневых костей); Большой Нарын II (P3-4, пястная кость, две плюсневых кости); Ёдарма II (плюсневая кость); Мамоны II (P3-4, M1-2, p3-4); Усть-Одинск (верхняя челюсть, нижняя челюсть, P3-4, M1-2, p3-4, m1-2, плюсневая кость); Буреть (две пястных кости, плюсневая кость); Герасимова I (P3-4, m1-2); Седова (M1-2, две плюсневых кости); Советская (p3-4, плюсневая кость); Спартак (плюсневая кость); роща Звездочка (пястная кость); Мальта (P3-4, M1-2, пястная кость); Игетейский Лог I (два P3-4, M1-2, три p3-4, две пястных кости, три плюсневых кости); Столбово I (плюсневая кость); Мальта-Мост (пястная кость); Телячиха (пястная кость); Вихоревка (пястная кость); Громы (три пястных кости); река Залари (P3-4, M1-2); Игетейский пляж (p3-4); Пшеничная падь (плюсневая кость); Максимовщина карьер (m1-2); Озерная Баля (M1-2, три пястных кости, две плюсневых кости); Усть-Алтан (плюсневая кость); Усть-Ёдарма I (нижняя челюсть, p3-4, m1-2, две плюсневых кости); Альбитуй (две пястных кости, плюсневая кость); Баргузинский залив (нижняя челюсть); Первомайский (две нижних челюсти, p3-4, два m1-2, три пястных кости, семь плюсневых костей); Варварина Гора (восемь пястных костей, восемь плюсневых костей); Каменка (верхняя челюсть, три нижних челюсти, три пястных кости, семь плюсневых костей); Хотык (две верхних челюсти, шесть нижних челюстей, две пястных кости, две плюсневых кости); Баляга (пястная кость), Шергольджин (две плюсневых кости); устье реки Белой (плюсневая кость).

Описание и сравнение

Верхние и нижние коренные зубы. Изученные верхние и нижние щечные зубы отличаются слабоскладчатой эмалью (Рис. 2). На верхних зубах протокон двулопастной, удлиненный. Его лингвальный край с выемкой или вогнутый. Шпора длинная на предкоренных зубах и короткая на коренных зубах. Мезостиль раздвоен (P3-4) или несколько расширен (M1-2). На нижних зубах лопасти двойной петли асимметричные, расположенные под углом к горизонтальной оси зуба. Метаконид округлой формы, на короткой ножке или без нее (p3-4), либо на длинной ножке (m1-2). Метастилид треугольный. Выемка двойной петли (лингвофлексид) дуговидно-округлая или несколько заострена, на m1-2 более глубокая, чем на p3-4. Стенки протоконида и гипоконида прямые. Морфотипические признаки зубов лошадей региона исследования типичны как для лошадей Северо-Восточной Сибири (Русанов [Rusanov] 1968; Лазарев [Lazarev] 1980), так и для лошадей Кузнецкой котловины (Форонова [Foronova] 1990).

По абсолютным размерам зубов лошади исследуемого региона несколько мельче ископаемой *E. ferus* Алтая и Кузнецкого Алатау (Табл. 2) и крупнее лошадей Северо-Восточной Сибири (Лазарев [Lazarev] 1980), но не отличаются от рецентной *E. przewalskii*. Протокон длинный, его от-

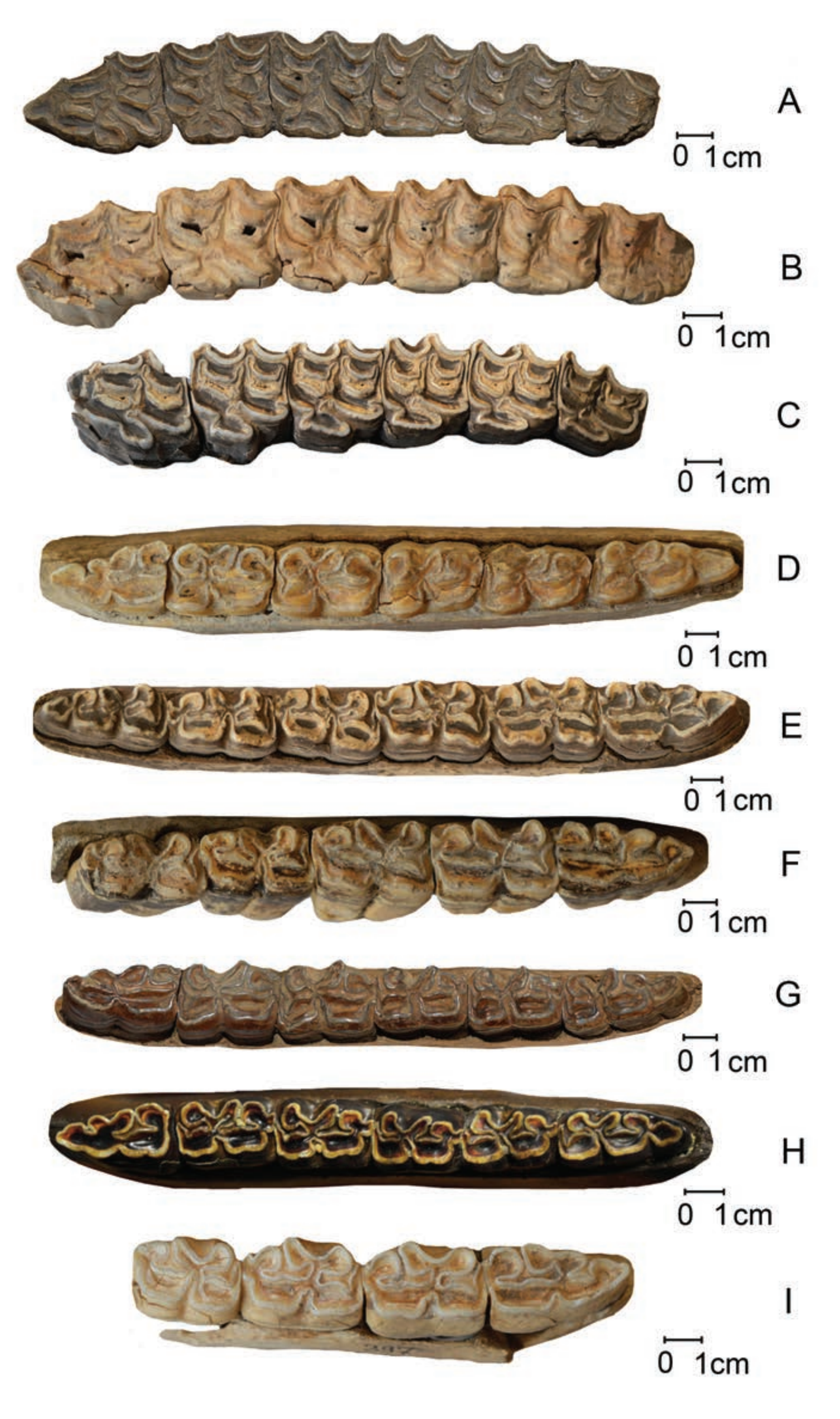


Рис. 2. Верхние (A–C) и нижние (D–I) зубные ряды ископаемых лошадей: A – Усть-Одинск (ИЗК); B – Хотык (БНЦ № 407); C – Каменка (БНЦ № 134); D – Хотык (БНЦ № 195); E – Каменка (БНЦ № 129); F – Хотык (БНЦ № 396); G – Усть-Одинск (ИЗК); H – Баргузинский залив (ИЗК); I – Хотык (БНЦ № 397).

Fig. 2. Upper (A–C) and lower (D–I) tooth rows of fossil horses: A – Ust-Odinsk (Institute of Earth Crust); B – Khotyk (Buryat Scientific Centre № 407); C – Kamenka (Buryat Scientific Centre № 134); D – Khotyk (Buryat Scientific Centre № 195); E – Kamenka (Buryat Scientific Centre № 129); F – Khotyk (Buryat Scientific Centre № 396); G – Ust-Odinsk (Institute of Earth Crust); H – Barguzinsky bay (Institute of Earth Crust); I – Khotyk (Buryat Scientific Centre № 397).

Таблица 2. Абсолютные размеры (длина/ширина) верхнекоренных и нижнекоренных зубов ископаемых и современных лошадей, мм (n; M / Min–Max).

Table 2. Absolute size (length / width) of the upper and lower cheek teeth of fossil and modern horses, mm (n; M / Min–Max).

Выборки / Samples (т.л.н. / kyr)	P3	P4	M1	M2
Прибайкалье / Cis-Baikal area				
58–17	5; 29.9 / 26.6–32.5* 6; 28.1 / 24.9–30.5		4; 25.8 / 24.1–27.1 4; 25.6 / 24.0–27.0	
120–10.2	1; 26.8 1; 25.7		2;–/ 22.9–26.1 2;–/23.7–25.4	
58–24	1; 29.2 1; 26.9	1; 28.6 1; 27.7	1; 25.3 1; 26.2	1; 25.5 1; 24.2
Забайкалье / Transbaikalia				
58–24	3; 29.2 / 27.0–30.8 2;–/ 26.5–27.2	3; 27.1 / 25.8–29.5 1;–/ 26.7	3; 24.8 / 23.2–25.8 3; 25.9 / 25.5–26.4	3; 26.2 / 24.6–27.6 2;–/ 25.0–26.6
Алтай и Кузнецкий Алатау / Altai and Kuznetskiy Alatau				
58–24	45; 29.9 / 25.8–33.2 45; 29.4 / 26.8–31.8		26; 27.6 / 24.2–29.6 22; 27.9 / 25.5–30.7	
Северо-Восточная Сибирь / North-Eastern Siberia (Лазарев [Lazarev] 1980)				
120–10.2	49; 27.6 / 25.7–28.5 49; 26.1 / 27.5–28.4	49; 25.8 / 24.3–28.9 49; 27.5 / 22.9–33.8	49; 25.1 / 23.8–29.0 49;27.6 / 25.3–29.3	49; 26.0 / 23.8–31.2 49; 26.2 / 23.7–30.9
E. przewalskii				
Рецентные сборы / Modern data	54; 28.8 / 24.0–33.0 54; 28.0 / 23.3–32.7	51; 27.3 / 23.0–31.0 51; 28.1 / 26.0–31.0	53; 24.8 / 19.5–29.5 52; 26.9 / 24.0–30.0	54; 25.6 / 21.5–31.1 54; 25.8 / 22.5–28.0
Выборки / Samples (т.л.н. / kyr)	p3	p4	м1	м2
Прибайкалье / Cis-Baikal area				
58–17	8; 29.4 / 27.5–30.9 8; 16.5 / 13.5–17.9		2;–/ 26.0–26.6 1; 13.9	
120–10.2	4; 29.2 / 27.0–32.8 4; 16.1 / 15.1–17.3		4; 26.7 / 23.5–29.0 3; 14.2 / 13.1–14.9	
58–24	1; 28.5 1; 16.4	1; 28.1 1; 17.2	1; 26.6 1; 14.8	1; 26.4 1; 15.2
120–10.2 т.л.н.	3; 28.8 / 27.6–30.5 3; 16.5 / 15.9–17.3	3; 27.5 / 26.1–29.3 3; 15.7 / 15.1–16.2	3; 25.7 / 23.5–28.1 3; 14.7 / 13.1–16.0	3; 26.1 / 23.6–28.6 3; 14.1 / 13.5–14.7
Забайкалье / Transbaikalia				
58–24	8; 27.9 / 25.8–30.0 7; 16.5 / 15.9–18.3	8; 27.0 / 25.2–28.4 7; 16.0 / 15.3–16.7	8; 25.6 / 23.4–27.3 9; 14.9 / 14.3–15.3	7; 26.2 / 24.9–28.4 6; 14.8 / 14.5–15.0
120–10.2	1; 26.9 1; 14.6	1; 26.0 1; 14.8	1; 23.6 1; 13.7	1; 23.1 1; 13.4
Алтай и Кузнецкий Алатау / Altai and Kuznetskiy Alatau				
58–24	22; 29.4 / 26.5–31.9 21; 17.2 / 15.5–19.6		9; 26.8 / 24.6–28.5 9; 15.6 / 13.9–17.1	

Таблица 2. *Продолжение.*
Table 2. *Continued.*

Выборки / Samples (т.л.н. / kyr)	p3	p4	м1	м2
Северо-Восточная Сибирь / North-Eastern Siberia (Лазарев [Lazarev] 1980)				
120–10.2	55; 28.0 / 24.6–33.5 55; 17.2 / 10.0–20.7	55; 28.1 / 23.7–33.0 55; 16.9 / 10.2–20.6	55; 25.5 / 21.5–35.0 55; 16.9 / 14.0–20.8	55; 26.1 / 22.6–32.6 55; 16.7 / 12.3–18.7
E. przewalskii				
Рецентные сборы / Modern data	40; 28.6 / 24.0–32.0 39; 17.1 / 15.0–20.0	39; 28.1 / 23.0–31.0 38; 17.0 / 15.0–20.0	38; 26.2 / 21.5–30.0 37; 15.6 / 14.0–18.5	38; 27.0 / 21.5–34.0 38; 15.0 / 13.5–17.0

*Изолированные зубы

Таблица 3. Относительная длина протокона верхнекоренных зубов ископаемых и современных лошадей, % (n; M / Min–Max).
Table 3. Relative length of the protocone in the upper cheek teeth of fossil and modern horses, % (n; M / Min–Max).

Выборки / Samples (т.л.н. / kyr)	P3	P4	M1	M2
Прибайкалье / Cis-Baikal area				
58–17	5; 44.8 35.6–50.4		4; 51.9 48.8–55.4	
58–24	1; 48.6	1; 51.7	1; 52.2	1; 51.4
Забайкалье / Transbaikalia				
58–24	3; 42.4 41.4–44.1	3; 50.7 41.0–57.7	2;– 57.0–58.6	3; 58.5 56.9–59.8
Забайкалье / Transbaikalia (Оводов [Ovodov] 1978)				
58–24	1; 46.3	1; 48.5	–	50.6
Алтай и Кузнецкий Алатау / Altai and Kuznetskiy Alatau				
58–24	45; 48.3 36.2–62.5		26; 52.9 47.1–64.7	
E. przewalskii				
Рецентные сборы / Modern data	54; 46.0 34.5–58.8	51; 50.5 39.3–62.0	53; 53.3 44.0–71.4	54; 54.5 42.6–65.2

носительная длина на P3-M2 варьирует в разных выборках, однако всегда больше 40% (Табл. 3), что характерно для настоящих лошадей в целом (Громова [Gromova] 1949). Несколько коренных зубов из стоянки Сухотино-4, датируемой концом плейстоцена, были отнесены к *E. przewalskii* (Каспаров [Kasparov] 1986). Они имеют несколько более крупные размеры и более короткий протокон на M2 (40.1% и 40.6%, n=2), чем зубы лошадей Забайкалья каргинского времени (Табл. 1). Вместе с тем абсолютные размеры этих зубов попадают в общие пределы изменчивости *E. ferus* с территории Алтая (Табл. 2) и приводимые в публикации морфотипические признаки свойствен-



Рис. 3. Пястные (A–D) и плюсневые (E–H) кости ископаемых лошадей: A – Каменка (БНЦ № 140); B – Каменка (БНЦ № 270); C, D – Озерная Баля (ИЗК); E – Каменка (БНЦ № 135); F – Первомайский (ИЗК); G – Озерная Баля (ИЗК); H – Первомайский (ИЗК).

Fig. 3. Metacarpal (A–D) and metatarsal (E–H) bones of fossil horses: A – Kamenka (Buryat Scientific Centre № 140); B – Kamenka (Buryat Scientific Centre № 270); C, D – Ozernaya Balya (Institute of Earth Crust); E – Kamenka (Buryat Scientific Centre № 135); F – Pervomayskiy (Institute of Earth Crust); G – Ozernaya Balya (Institute of Earth Crust); H – Pervomayskiy (Institute of Earth Crust).

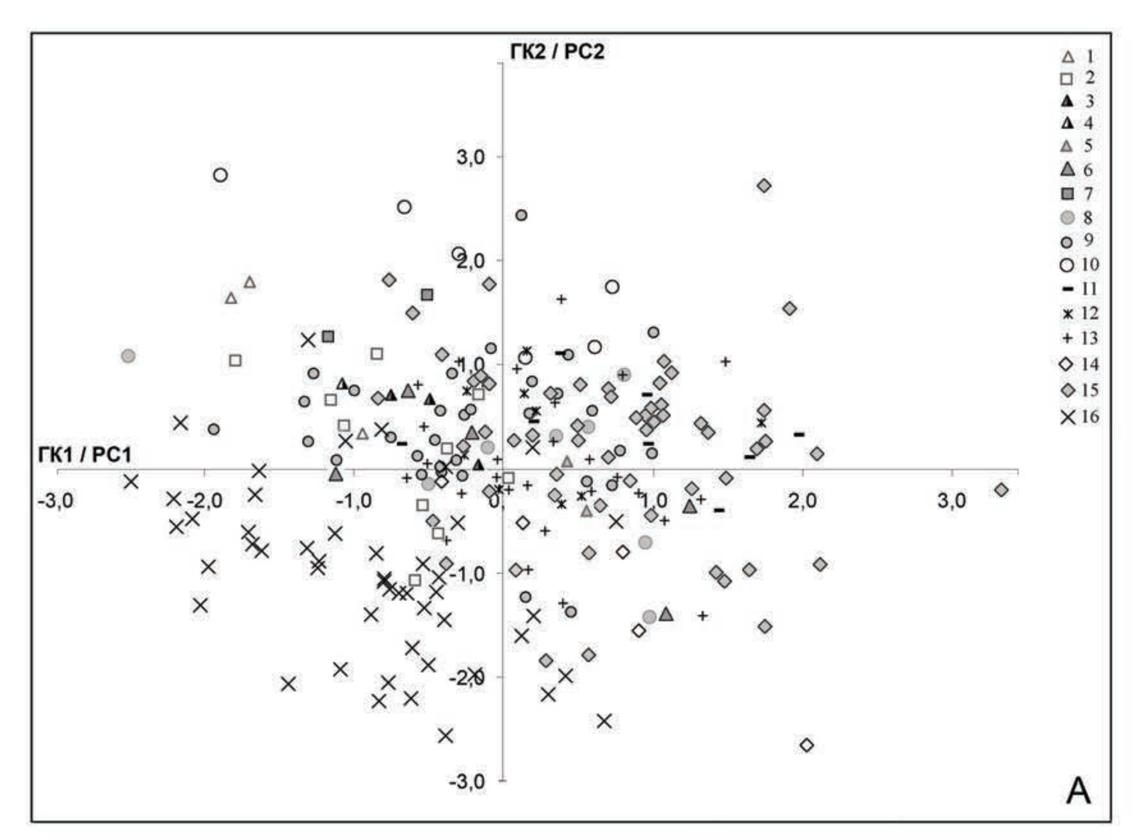
ны всем ископаемым лошадям рассмотренных выборок.

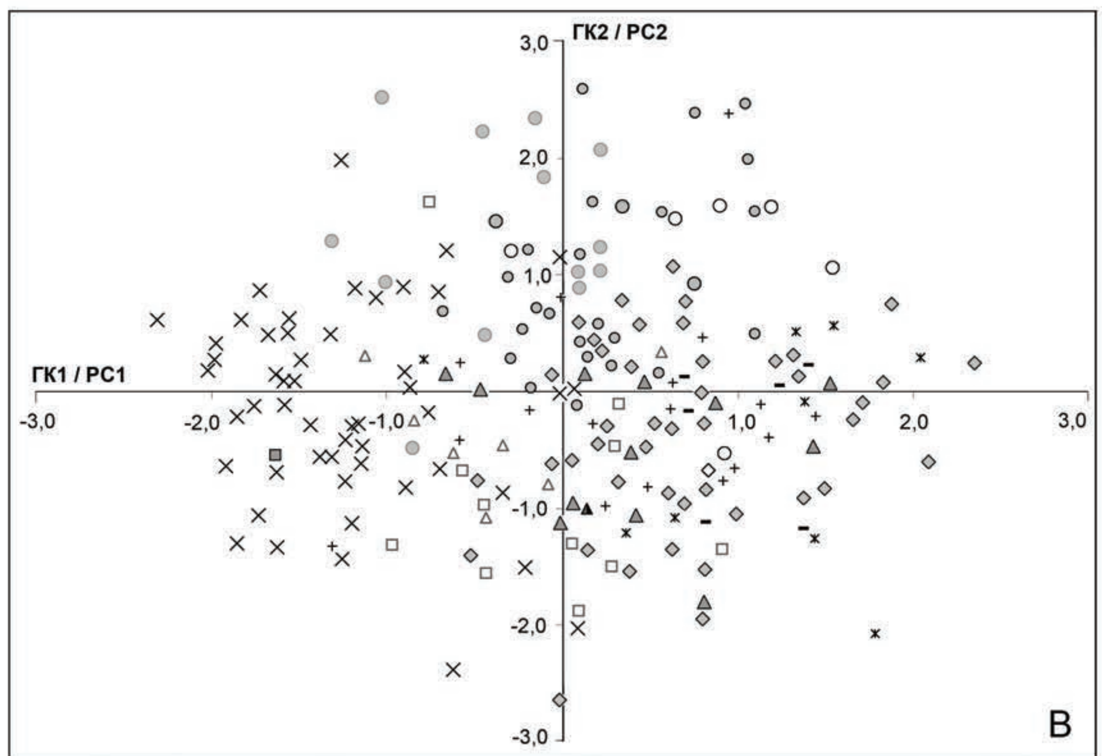
В литературе (Громова [Gromova] 1949; 1959; Eisenmann 1980; Форонова [Foronova] 1990) указаны следующие специфические для лошади Пржевальского признаки на зубах: слабая складчатость эмали; протокон на лингвальной стороне имеет выемку, и его длина на P4-M3 в среднем больше (>45%), чем у ископаемых и современных лошадей; шпора на M1-M3 есть лишь на средних стадиях стирания (на P2-P4 есть всегда); верхние и нижние зубы в среднем крупнее, чем у других групп лошадей. Однако приведенные морфологические отличия не являются абсолютными, а относительная длина протокона верхнекоренных зубов *E. przewalskii* располагается в пределах изменчивости ископаемых лошадей (Табл. 3). Такие признаки, как слабоскладчатая эмаль зубов, короткая шпора и выемка на лингвальной стороне протокона, присущи не только рецентной *E. przewalskii*, но и позднеплейстоценовым лошадям Северо-Восточной Сибири (Русанов [Rusanov] 1968; Лазарев [Lazarev] 1980) и, согласно нашим данным, лошадям Алтая, Прибайкалья и Забайкалья.

Таким образом, морфотипические и морфометрические признаки щечных зубов лошадей Прибайкалья и Забайкалья характерны как для рецентной *E. przewalskii*, так и для ископаемых лошадей других районов Сибири.

Кости конечностей. Пястные и плюсневые кости характеризуются типичными для настоящих лошадей морфологическими признаками (Громова [Gromova] 1949).

Ширина кости в надсуставных буграх меньше или равна ширине дистального конца кости. На проксимальном конце плюсневых костей хорошо развит задненаружный отросток. Медиальный гребень на пястных и плюсневых костях выступает слабо – его индекс у ископаемых лошадей


ГК2 / РС2
ГК1 / РС1
3,0
2,0
1,0
-1,0
-2,0
-3,0
-2,0
-1,0
0
1,0
2,0
3,0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
A


ГК2 / РС2
ГК1 / РС1
3,0
2,0
1,0
-1,0
-2,0
-3,0
-2,0
-1,0
1,0
2,0
3,0
B

района исследования имеет низкие значения (Табл. 4).

По относительной ширине диафиза лошади Прибайкалья занимают промежуточное положение среди всех ископаемых лошадей. Лошади Забайкалья отличаются наиболее стройными пястными и плюсневыми костями, уступая лишь *E. przewalskii* (Табл. 4). В целом значения индекса ширины диафиза пястной и плюсневой костей у лошадей из сравниваемых выборок очень близки. Исключение составляют лошади Алтая и Кузнецкого Алатау, для которых характерна большая массивность костей.

Абсолютные размеры костей лошадей из разных климато-стратиграфических периодов позднего плейстоцена демонстрируют значительную изменчивость (Рис. 3, Табл. 5, 6), однако подобная вариация размеров костей проявлялась у позднеплейстоценовых лошадей на большей части их ареала в Евразии (van Asperen 2010; Пластеева [Plasteeva] 2013). Размеры пястных и плюсневых костей лошадей Забайкалья в выборках каргинского интерстадиала и позднего плейстоцена в целом несколько меньше размеров синхронных лошадей Прибайкалья.

Многомерный анализ признаков костей с использованием метода ГК позволил выявить две группы лошадей, различающиеся по комплексу признаков. В результате анализа целых пястных костей (*n*=231) по 7 признакам выделены две ГК, которые описывают 80% дисперсии признаков. Первая главная компонента описывает признаки длины кости, ширины и поперечника проксимального и дистального концов кости. Вторая ГК описывает большую часть дисперсии признаков ширины и поперечника диафиза кости. В пространстве двух компонент пястные кости ископаемых лошадей образуют группу со сходным характером распределения, которая существенно смещена относительно распределения экземпляров рецентной лошади Пржевальского (Рис. 4А). Среди ископаемых лошадей выделяется группа лошадей Алтая и Кузнецкого Алатау, которые отличаются наиболее массивными пястными костями. Синхронные лошади Забайкалья существенно уступают им в размерах и массивности костей. Остальные экземпляры пястных костей лошадей разного возраста и географической приуроченности значительно перекрываются в своих размерах и пропорциях. Результаты многомерного анализа плюсневых костей (*n*=209) по 6 признакам сопоставимы с результатами для пястной кости, за исключением большей зоны перекрывания облаков (Рис. 4В). Две первых ГК описывают 80% дисперсии признаков, большая часть из которых приходится на первую ГК, которая включает все признаки, кроме ширины и поперечника проксимального конца кости. Различия результатов анализа пястной и плюсневой кости, вероятно, связаны с функциональной ролью передней конечности, используемой животными для тебеневки.

Несколько экземпляров пястных костей из Забайкалья попадают в область распределения значений *E. przewalskii*, однако наиболее вероятно, что они представляют собой крайние варианты изменчивости *E. ferus*. Большая часть экземпляров пястных костей ископаемых лошадей хорошо обособлена от экземпляров, принадлежащих *E. przewalskii*. По признакам плюсневой кости лошадь Пржевальского отделена от ископаемых лошадей менее четко. Несмотря на существование внутривидовой изменчивости скелета в современной популяции *E. przewalskii* (Спасская [Spasskaya] 2001), основные пропорции пястных и плюсневых костей постоянны. Результаты многомерного анализа подтверждают мнение В. Громовой [Gromova] (1949), что значительная тонкость пястных и плюсневых костей лошади Пржевальского является устойчивым и видоспецифичным признаком.

Рис. 4. Распределение пястных (А) и плюсневых (В) костей лошадей в пространстве ГК: 1 – Прибайкалье, 58–24 т.л.н.; 2 – Забайкалье, 58–24 т.л.н.; 3 – Прибайкалье, 58–17 т.л.н.; 4 – Прибайкалье, 24–17 т.л.н.; 5 – Прибайкалье, 17–10.2 т.л.н.; 6 – Прибайкалье, 120–10.2 т.л.н.; 7 – Забайкалье, 120–10.2 т.л.н.; 8 – Северо-Восточная Сибирь, 120–10.2 т.л.н.; 9 – Северо-Минусинская впадина, 120–10.2 т.л.н.; 10 – Алтай и Кузнецкий Алатау, 58–24 т.л.н.; 11 – Урал, 58–24 т.л.н.; 12 – Урал, 24–17 т.л.н.; 13 – Урал, 17–10.2 т.л.н.; 14 – юг Восточной Европы, 58–24 т.л.н.; 15 – юг Восточной Европы, 17–10.2 т.л.н.; 16 – рецентная лошадь Пржевальского.

Fig. 4. Results of PC analysis of horse metacarpal (A) and metatarsal (B) bones: 1 – Cis-Baikal, 58–24 kyr; 2 – Transbaikalia, 58–24 kyr; 3 – Cis-Baikal, 58–17 kyr; 4 – Cis-Baikal, 24–17 kyr; 5 – Cis-Baikal, 17–10.2 kyr; 6 – Cis-Baikal,120–10.2 kyr; 7 – Transbaikalia,120–10.2 kyr; 8 – North-Eastern Siberia, 120–10.2 kyr; 9 – Minusinsk Depression, 120–10.2 kyr; 10 – Altai and Kuznetskiy Alatau, 58–24 kyr; 11 – the Urals, 58–24 kyr; 12 – the Urals, 24–17 kyr; 13 – the Urals, 17–10.2 kyr; 14 – south of the Eastern Europe, 58–24 kyr; 15 – south of the Eastern Europe, 17–10.2 kyr; 16 – modern Przewalski's horse.

Таблица 4. Пропорции пястных (Mc III) и плюсневых (Mt III) костей ископаемых и современных лошадей, % (n; M / Min–Max).
Table 4. Relative proportions of metacarpal (Mc III) and metatarsal (Mt III) bones of fossil and modern horses, % (n; M / Min–Max).

Выборки / Samples (т.л.н. / kyr)	Индекс ширины диафиза Slenderness index		Индекс выступания сагиттального гребня Sagittal keel index	
	Mc III	Mt III	Mc III	Mt III
Прибайкалье / Cis-Baikal area				
58–24	3; 16.4 15.5–17.0	9; 12.4 11.9–13.4	4; 83.4 79.7–87.6	8; 83.0 74.0–89.7
58–17	3; 16.1 15.6–16.5	3; 12.8 11.7–14.4	3; 82.2 80.5–83.3	3; 80.4 77.2–82.6
24–17	1; 16.2	1; 13.5	2;– 82.2–82.4	4; 84.0 82.0–85.9
17–10.2	2;– 15.8–16.4	–	2;– 82.5–83.5	–
120–10.2	6; 16.3 15.0–16.9	14; 12.7 10.9–14.5	8; 83.1 80.1–88.1	12; 83.2 74.5–89.6
Забайкалье / Transbaikalia				
58–24	11; 15.4 14.2–16.4	12; 12.5 12.0–13.1	12; 85.7 84.4–86.9	18; 85.9 80.7–89.4
120–10.2	2; – 16.6–16.9	1; 12.3	3; 84.6 81.2–87.8	1; 87.3
Алтай и Кузнецкий Алатау / Altai and Kuznetskiy Alatau				
58–24	9; 17.7 16.9–18.7	8; 14.0 13.0–15.7	17; 83.3 79.2–86.3	11; 81.3 73.8–87.2
Северо-Минусинская впадина / Minusinsk depression				
120–10.2	34; 16.5 14.9–17.9	27; 13.3 11.9–14.8	32; 83.0 80.1–88.6	27; 83.4 79.6–86.9
Северо-Восточная Сибирь / North-Eastern Siberia				
120–10.2	9; 15.9 14.3–17.4	17; 12.6 11.5–13.4	–	–
Урал / the Urals				
58–24	9; 16.9 15.6–18.0	7; 13.4 12.7–14.4	11; 80.9 77.8–83.7	6; 82.6 77.7–86.9
24–17	15; 16.6 14.9–18.1	14; 13.1 11.2–13.9	16; 82.5 79.6–86.6	12; 83.0 79.4–87.8
17–10.2	31; 16.4 14.8–19.0	23; 12.8 11.4–13.8	18; 82.1 78.9–86.3	18; 82.3 78.9–89.4
Юг Восточной Европы / South of the Eastern Europe				
58–24	6; 15.9 14.8–17.0	1; 12.6	5; 78.3 76.7–79.8	11; 82.1 79.6–86.8
17–10.2	63; 16.8 13.9–20.2	48; 12.9 10.5–14.1	61; 82.4 75.7–87.7	52; 82.6 77.5–87.7
E. przewalskii				
Рецентные сборы / Modern data	51; 14.4 12.9–16.5	51; 11.5 10.5–13.5	51; 83.6 79.2–88.2	50; 82.9 79.2–88.6

Таблица 5. Размеры пястных костей лошадей позднего плейстоцена, мм (n; M / Min–Max).

Table 5. Measurements of metacarpal bones of Late Pleistocene horses, mm (n; M / Min–Max).

Выборки / Samples (т.л.н. / kyr)	Признаки / Measurements						
	1	3	4	5	6	11	12
Прибайкалье / Cis-Baikal area							
58–24	3; 235.5 230.4–240.0	3; 38.7 37.2–39.6	3; 28.6 28.3–28.9	3; 52.8 50.8–55.7	3; 33.1 32.3–33.7	4; 50.0 46.7–52.7	4; 36.8 34.7–37.7
58–17	3; 211.3 208.0–217.2	3; 34.0 33.7–34.5	3; 25.4 24.9–25.9	3; 47.7 46.3–48.9	3; 30.7 29.8–31.8	3; 47.1 46.0–48.7	3; 35.6 34.2–37.1
24–17	1; 231.2	1; 37.5	1; 27.3	2;– 52.7–53.8	2;– 30.7–33.4	2;– 52.4; 52.4	2;– 37.5–40.9
17–10.2	2;– 195.6–227.2	2;– 31.0–37.2	2;– 22.6–26.9	2;– 45.5–53.8	2;– 28.0–32.9	2;– 46.9–52.9	2;– 33.9–39.4
120–10.2	6; 231.9 219.7–245.0	10; 37.7 34.6–41.8	9; 27.4 25.6–31.8	8; 54.6 49.9–60.5	6; 34.5 32.2–37.6	10; 52.1 49.2–54.8	8; 38.1 34.4–40.1
Забайкалье / Transbaikalia							
58–24	12; 225.4 207.6–239.5	11; 34.5 32.1–37.4	11; 26.9 24.9–29.7	11; 50.3 47.7–55.7	10; 32.9 31.3–36.4	13; 48.5 45.9–51.8	13; 36.9 34.6–39.7
120–10.2	2;– 213.0–215.3	2;– 35.8–36.0	2;– 26.7–27.9	2;– 48.6–49.4	2;– 31.8–32.2	3; 46.0 44.8–46.8	3; 36.2 35.3–36.7
Алтай и Кузнецкий Алатау / Altai and Kuznetskiy Alatau							
58–24	12; 232.6 217.2–250.7	10; 41.1 36.9–44.8	11; 30.0 27.3–32.2	11; 55.8 52.0–60.5	9; 35.5 33.8–37.5	16; 54.3 50.0–57.3	17; 39.6 37.0–42.2
Северо-Минусинская впадина / Minusinsk depression							
120–10.2	34; 228.3 205.2–243.8	34; 37.6 34.0–41.5	34; 27.0 24.4–31.8	34; 53.1 47.7–57.2	34; 33.1 29.5–37.5	33; 51.2 46.3–55.2	34; 37.9 34.2–41.1
Северо-Восточная Сибирь / North-Eastern Siberia							
120–10.2	9; 227.3 207.0–251.0	9; 36.0 33.8–39.3	9; 26.9 24.4–29.2	9; 51.5 46.6–56.0	9; 34.0 30.8–36.8	8; 49.5 36.2–54.0	8; 38.5 34.4–42.3
Урал / the Urals							
58–24	10; 227.9 215.5–240.0	10; 38.5 36.3–43.1	10; 27.0 21.5–29.6	8; 55.5 50.6–59.4	10; 35.0 31.7–38.6	11; 53.9 49.4–60.3	11; 40.0 37.1–43.6
24–17	16; 219.5 208.9–233.6	18; 36.2 32.1–41.7	18; 26.1 24.0–28.8	18; 51.4 43.9–57.7	14; 32.4 27.6–36.5	18; 51.2 46.1–58.4	20; 38.2 35.7–42.4
120–10.2	30; 212.5 196.9–223.6	31; 34.8 30.6–39.7	31; 25.0 22.8–27.9	31; 49.3 45.2–53.9	31; 31.6 27.8–35.3	30; 49.4 45.4–54.0	29; 36.1 32.5–38.9
Юг Восточной Европы / South of the Eastern Europe							
58–24	6; 236.2 226.0–245.0	6; 37.7 33.5–41.7	5; 25.7 23.5–27.1	6; 54.9 52.5–58.2	6; 35.3 34.6–36.0	5; 53.9 51.9–55.4	5; 39.0 36.9–40.8
17–10.2	54; 223.5 200.1–234.2	54; 37.6 32.2–42.4	54; 27.0 24.3–30.1	53; 53.5 50.2–58.0	54; 34.1 30.3–38.2	53; 53.1 49.2–57.7	54; 38.5 35.1–43.2

Таблица 6. Размеры плюсневых костей лошадей позднего плейстоцена, мм (n; M / Min–Max).
Table 6. Measurements of metatarsal bones of Late Pleistocene horses, mm (n; M / Min–Max).

Выборки / Samples (т.л.н. / kyr)	Признаки / Measurements						
	1	3	4	5	6	11	12
Прибайкалье / Cis-Baikal area							
58–24	9; 275.4 265.6–283.2	12; 34.3 33.0–37.3	12; 33.2 30.1–35.9	12; 51.6 48.8–54.3	12; 42.2 39.6–45.4	9; 50.8 45.3–53.7	8; 39.0 37.1–41.9
58–17	3; 271.0 267.5–278.0	4; 35.5 31.3–38.5	4; 31.5 28.0–35.9	3; 49.5 47.9–51.9	3; 40.4 38.7–41.4	4; 51.6 46.9–54.1	3; 39.1 38.1–40.3
24–17	1; 270.5	1; 36.4	1; 36.6	1; 53.2	–	4; 52.2 48.9–55.1	4; 38.3 36.2–40.6
120–10.2	14; 267.3 252.0–285.0	14; 35.2 27.5–38.6	14; 32.9 25.5–35.9	13; 51.8 46.2–55.7	14; 40.7 30.4–45.0	12; 51.7 48.6–54.8	13; 38.6 36.2–41.4
Забайкалье / Transbaikalia							
58–24	12; 261.7 252.5–270.4	15; 32.8 30.6–34.8	15; 32.4 30.5–34.0	13; 48.4 45.4–51.3	13; 39.1 35.8–43.9	17; 47.7 44.8–50.2	18; 36.8 32.0–39.3
120–10.2	1; 255.1	1; 31.4	1; 30.5	1; 46.5	1; 37.8	1; 43.5	1; 32.3
Алтай и Кузнецкий Алатау / Altai and Kuznetskiy Alatau							
58–24	8; 274.2 262.4–289	8; 38.3 34.9–42.5	8; 35.9 34.2–39.0	9; 54.4 50.1–58.1	10; 45.7 40.5–49.5	11; 56.0 50.0–64.2	12; 41.6 38.5–45.2
Северо-Минусинская впадина / Minusinsk depression							
120–10.2	27; 272.6 238.8–301.5	27; 36.2 30.4–40.6	27; 33.7 29.0–37.4	27; 54.3 48.4–59.6	27; 45.4 40.2–50.3	27; 52.9 48.3–59.6	27; 40.0 36.3–44.0
Северо-Восточная Сибирь / North-Eastern Siberia							
120–10.2	18; 263.1 237.7–310.0	20; 32.8 27.3–38.0	17; 31.7 27.2–37.2	17; 51.4 44.7–58.9	17; 45.1 39.0–50.3	18; 50.0 43.3–58.6	19; 37.8 31.2–44.5
Урал / the Urals							
58–24	7; 271.6 258.0–298.0	7; 36.4 32.8–39.8	–	7; 55.3 52.4–58.5	6; 41.5 37.3–47.5	7; 54.2 51.1–58.1	6; 40.2 36.0–44.2
24–17	14; 259.2 246.6–274.0	16; 33.7 29.1–37.2	–	22; 51.6 47.7–55.5	19; 40.4 37.2–46.2	16; 51.6 46.5–55.8	14; 38.8 36.0–42.8
17–10.2	25; 264.3 249.3–278.0	26; 33.7 28.4–37.3	14; 31.0 27.3–34.3	25; 51.7 45.9–55.7	26; 41.5 34.7–48.0	27; 51.8 44.0–56.6	24; 38.3 32.0–41.0
Юг Восточной Европы / South of the Eastern Europe							
58–24	1; 286.3	1; 36.3	–	8; 54.9 52.5–58.9	10; 43.4 39.8–45.9	14; 55.4 51.5–59.5	13; 40.4 33.4–43.6
17–10.2	48; 272.0 260.0–282.0	53; 34.9 27.5–38.6	47; 33.0 28.5–36.9	52; 53.6 41.1–58.4	52; 42.2 38.8–47.2	52; 53.9 49.6–58.5	53; 40.1 37.1–44.7

Позднеплейстоценовые настоящие лошади Восточной Европы, Урала, Алтая и Минусинской впадины относятся в настоящее время к виду *E. ferus* (Пластеева [Plasteeva] 2013; Plasteeva et al. 2015; Пластеева [Plasteeva] 2016; Маликов [Malikov] 2015). Синхронные лошади Прибайкалья и Забайкалья по пропорциям костей конечностей не отличаются от лошадей этих регионов и могут быть отнесены к одному виду – *E. ferus*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительный морфологический анализ ископаемого материала позволил отнести позднеплейстоценовые находки настоящих лошадей изученного региона к виду *E. ferus*. Многомерный анализ размерных признаков костей лошадей демонстрирует сходство позднеплейстоценовых лошадей Восточной Европы, Урала, Сибири, Прибайкалья и Забайкалья между собой. Степень отличий внутри группы ископаемых лошадей ниже, чем от близкого вида, – лошади Пржевальского, поэтому размерные различия лошадей разных географических локалитетов и климато-стратиграфических подразделений позднего плейстоцена являются проявлением внутривидовой изменчивости лошадей. В течение второй половины позднего плейстоцена лошади характеризовались значительной изменчивостью абсолютных размеров элементов скелета и низкой изменчивостью пропорций костей. Следовательно, вариации абсолютных размеров зубов и костей конечностей не являются видоспецифичными признаками, а характеризуют локальные популяционные адаптации позднеплейстоценовых лошадей.

Ископаемые лошади Северо-Восточной Сибири описаны как ленская лошадь *E. lenensis* (Русанов [Rusanov] 1968; Лазарев [Lazarev] 1980), однако в описании *E. lenensis* приведены морфологические признаки на зубах и костях, которые характерны для всех настоящих лошадей, а различия в абсолютных размерах костей скелета сами по себе не могут служить диагностическими признаками. Исходя из этого, мы полагаем, что видовой статус ленской лошади требует уточнения. Также нуждаются в повторном изучении на представительном материале, датированном с помощью радиоуглеродного метода, известные диагностические признаки на щечных зубах лошадей.

Результаты проведенного морфологического анализа хорошо согласуются с данными молекулярно-генетических исследований, согласно которым все позднеплейстоценовые лошади на пространстве от Западной Европы до Берингии характеризуются низкой степенью генетической дифференциации внутри подрода *Equus* (Veinstock et al. 2005; Orlando et al. 2009). Лошадь Пржевальского отделилась от общего с *E. ferus* предка в позднем плейстоцене (Orlando et al. 2013) и морфологически отличается по пропорциям дистальных отделов конечностей. Северная граница ее ареала в это время, вероятно, не выходила за пределы Китая и Монголии. Достоверные ископаемые находки *E. przewalskii* с территории Северной Азии не известны. Опубликованные ранее сведения о находках костей этого вида в плейстоценовых отложениях Кузнецкой котловины (Форонова [Foronova] 1990) нуждаются в ревизии, так как приводимые размеры и пропорции вполне укладываются в крайние значения признаков плюсневых костей *E. ferus*. Можно предположить, что лошадь Пржевальского в Северной Азии в позднем плейстоцене постоянно никогда не обитала, и на этой территории был представлен лишь один вид настоящих лошадей – *E. ferus*. Следует отметить, что ряд исследователей использовал видовое название *E. przewalskii* для обозначения диких лошадей, обитавших в евразийских степях в голоцене (Гептнер и др. [Heptner et al.] 1961; Кириков [Kirikov] 1959), однако этих лошадей следует относить к *E. ferus* (Косинцев и др. [Kosintsev et al.] 2013).

Настоящие лошади пережили переход от плейстоцена к голоцену и обитали в Приангарье и западном Прибайкалье еще в течение раннего и первую половину среднего голоцена (Ермолова [Ermolova] 1978; Оводов и Панычев [Ovodov and Panychev] 1982; Номоконова и др. [Nomokonova et al.] 2009; Клементьев [Klement'ev] 2014). Находки костей лошадей из голоценовых отложений региона немногочисленны и часто фрагментированы. Размеры костей из местонахождений раннего голоцена Усть-Ёдарма-II и Усть-Кеуль-I попадают в пределы изменчивости размеров костей позднеплейстоценовых лошадей Прибайкалья, что позволило отнести их к виду *E. ferus* (Клементьев и Новосельцева [Klement'ev and Novoseltseva] 2013; Клементьев [Klement'ev] 2014). В западном Забайкалье находок диких лошадей голоценового возраста не обнаружено

(Клементьев [Klement'ev] 2011). Здесь дикая лошадь вымерла уже к началу голоцена, что связано с распространением в Забайкалье темнохвойных лесов (Tarasov et al. 2007; 2009).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На протяжении позднего плейстоцена на территории Прибайкалья и Забайкалья постоянно обитал лишь один вид настоящих лошадей – *Equus ferus*. Несмотря на значительную изменчивость в размерах зубов и костей, позднеплейстоценовые лошади демонстрируют общность строения костей конечностей между собой и отличие от близкородственного вида – лошади Пржевальского (*E. przewalskii*). Вариации размеров элементов скелета лошадей при отсутствии значительных морфологических и генетических отличий представляют собой адаптации, позволявшие популяциям наиболее полно приспосабливаться к условиям окружающей среды. Лошадь Пржевальского в регионе постоянно не обитала. Ее ареал в позднем плейстоцене располагался за пределами Северной Азии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность за предоставленный материал Е.О. Роговскому, В.М. Новосельцевой, Е.А. Липниной, Н.Е. Бердниковой (Иркутский государственный университет), А.А. Щетникову и А.С. Козыреву (Институт земной коры СО РАН), С.А. Пескову, В.В. Краснощекову, М.Ю. Семину (Центр по сохранению историко-культурного наследия Иркутской области), С.К. Васильеву, Н.Д. Оводову и Л.В. Лбовой (Институт археологии и этнографии СО РАН), а также сотрудникам Музея Бурятского научного центра СО РАН С.В. Бураевой и А.Е. Мурзинцевой, Зоологического института РАН – М.В. Саблину и Е.А. Петровой за оказанную помощь в доступе к коллекциям. Мы также признательны Г.Ф. Барышникову и анонимному рецензенту за проделанную работу и критические замечания, позволившие улучшить содержание статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 16-34-00423 мол_а.

ЛИТЕРАТУРА

Arembovsky I. V. 1958. Stratigraphy of the Quaternary sediments on the south of Eastern Siberia. *Trudy Irkutskogo universiteta im. Zhdanova*, **14**: 9–55. [In Russian].

Bennett D. and Hoffmann R. S. 1999. *Equus caballus. Mammalian Species*, **628**: 1–14.

Bessudnov A.N., Bessudnov A.A, Burova N.D., Lavrushin Yu.A. and Spiridonova E.A. 2012. Certain results on investigation of Paleolithic sites near Divnogorye khutor, Middle Don region (2007–2011 yrs). *Short communications of the Institute of archaeology*, **227**: 146–156 [In Russian].

Derevianko A.P., Shunkov M.V., Agadjanian A.K., Baryshnikov G.F., Malaeva E.M., Ulianov V.A., Kulik N.A., Postnov A.V. and Anoikin A.A. 2003. Paleoenvironment and Paleolithic human occupation of Gorny Altai. Subsistence and adaptation in the vicinity of Denisova cave. Institute of archaeology and ethnography, Novosibirsk, 448 p. [In Russian].

Eisenmann V. 1980. Les Chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels: Crânes et dents jugales supérieures. Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris, 186 p.

Eisenmann V. Equus actuels et récemment éteints / Vera Eisenmann: [online resource]. URL: http://www.vera-eisenmann.com/equidae-equus-actuels-et-recemment-eteints-rubrique17.html

Eisenmann V., Alberdi M.T., de Giuli G. and Staesche U. 1988. Studying fossil horses. Vol. 1: Methodology. Collected papers after the New York International Hipparion Conference (1981, New York). E.J. Brill, Leiden-New York-København-Köln: 1–71.

Ermolova N.M. 1978. Theriofauna of the Angara River valley in the Late Anthropogene. Nauka, Novosibirsk, 222 p. [In Russian].

Foronova I.V. 1990. Fossil horses of the Kuznetsk Basin. Institute of geology and geophysics, Novosibirsk, 131 p. [In Russian].

Gentry A., Clutton-Brock J. and Groves C.P. 1996. Proposed conservation of usage of 15 mammal specific names based on wild species which are antedated by or contemporary with those based on domestic animals. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **53**: 28–33.

Germonpre M. and Lbova L. 1996. Mammalian Remains from the Upper Palaeolithic Site of Kamenka, Buryatia (Siberia). *Journal of Archaeological Science*, **23**: 35–57.

Gromov V.I. 1937. Faunal and geological data on Paleolithic site Malta near Irkutsk. Materials of the Soviet section of the International association of the study of the Quaternary (INQUA), Vol. 1. Leningrad: 269–301. [In Russian].

Gromova V.I. 1949. History of horses (genus *Equus*) in the Old World. Paleontological institute, Moscow, 374 p. [In Russian].

Gromova V.I. 1959. On the skeleton of the tarpan (*Equus caballus* Gmelini Ant.) and other present day wild horses (part I). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, **64**: 99–124. [In Russian].

Heptner V.G., Nasimovich A.A. and Bannikov A.G. 1961. Genus *Equus*. In: V.G. Heptner and N.P. Naumov

(Eds). Mammals of the Soviet Union. Vol. 1. Vysshaya shkola, Moscow: 696–729. [In Russian].

International Comission on Zoological Nomenclature. Opinion 2027 (Case 3010). 2003. Usage of 17 specific names based on wild species which are pre-dated by or contemporary with those based on domestic animals (Lepidoptera, Osteichthyes, Mammalia): conserved. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **60**: 81–84.

Kalmykov N.P. 1990. Pleistocene large mammal fauna of Cis-Baikal and Western Transbaikalia. Buryat Scientific Centre, Ulan-Ude, 115 p. [In Russian].

Kalmykov N.P. 1999. Theriofauna of the Udinsk forest-steppe (Khotyk 3 site). In: L.V. Lbova (Ed.). *Human Paleoecology* in the *Baikal Asia*: Field Excursion Guide. Buryat Scientific Centre, Ulan-Ude: 41–43. [In Russian].

Kalmykov N.P. and Shabunova V.V. 2006. Steppe mammals of western Transbaikalia in the Paleolithic). Materials of the IV International symposium: Steppes of the Northern Eurasia (4–8 September 2006, Orenburg). Orenburg: 331–333. [In Russian].

Kasparov A.K. 1986. Mammal remains from the Late Paleolithic settlement Sukhotino-4 in Transbaikalia. *Trudy Zoologicheskogo Instituta*, **149**: 98–106. [In Russian].

Kirikov S.V. 1966. Game animals, natural environment and the human. Nauka, Moskow, 346 p. [In Russian].

Klement'ev A.M. 2011. Holocene fauna of Selenga midlands (remains from archaeological sites). Materials of the Russian Conference: Youth and science (17–20 May 2011, Chita). Chita: 47–49. [In Russian].

Klement'ev A.M. 2013. Fauna of the Late Karga Period of the Irkutsk Amphitheater. *Proceedings of the Irkutsk State University. Series Geoarchaeology. Ethnology. Antropology*, **1**(2): 30–43. [In Russian].

Klement'ev A.M. 2014. Early Holocene fauna of the Northern Angara (materials of archaeological sites). *Proceedings of the Irkutsk State University. Series Geoarchaeology. Ethnology. Antropology*, **8:** 31–44. [In Russian].

Klement'ev A.M. and Novoseltseva V.M. 2013. Fauna of geoarchaeological object Ust-Keul I (Northern Angara region). *Proceedings of the Irkutsk State University. Series Geoarchaeology. Ethnology. Antropology*, **2**(3): 3–14. [In Russian].

Kosintsev P.A., Plasteeva N.A. and Vasiliev S.K. 2013. Wild horses (*Equus* (*Equus*) s.l.) of Western Siberia in the Holocene. *Russian Journal of Zoology*, **92**(9):1107–1116. [In Russian].

Kuzmin Ya.V., Orlova L.A., Zenin V.N., Lbova L.V. and Dement'ev V.N. 2011. Radiocarbon dating of the Paleolithic of Siberia and Russian Far East: materials for ^{14}C data catalogue (at the end of 2010 yr.). *Stratum plus*, **1**: 1–30. [In Russian].

Kuzmin Y.V., van der Plicht J. and Sulerzhitsky L.D. 2014. Puzzling radiocarbon dates for the Upper Paleolithic site of Sungir (central Russian Plain). *Radiocarbon,* **56**: 451–459.

Kuzmina I.E. 1985. Horse from the Late Pleistocene of the Urals. *Trudy Zoologicheskogo Instituta*, **131**: 64–88. [In Russian].

Kuzmina I.E. 1990. Late Pleistocene horse of the Ussuri krai. *Trudy Zoologicheskogo Instituta*, **212**: 49–58. [In Russian].

Lau A.N., Peng L., Goto H., Chemnick L., Ryder O. and Makova K.D. 2009. Horse domestication and conservation genetics of Przewalski's horse inferred from sex chromosomal and autosomal sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **26**: 199–208.

Lazarev P.A. 1980. Anthropogene horses of Yakutia. Nauka, Moskow, 190 p. [In Russian].

Lipnina E.A. and Kogai S.A. 2015. Lithic industry of Upper Paleolithic Site Gerasimova I. *Proceedings of the Irkutsk State University. Series Geoarchaeology. Ethnology. Antropology*, **14**: 3–23. [In Russian].

Malikov D.G. 2015. Large mammals of the Minusinsk depression in Middle-Late Pleistocene, stratigraphic value and paleozoogeography. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Tomsk State University, Tomsk, 22 p. [In Russian].

Nanova O.G. 2008. Analysis of variation of the cheek in three canid species (Mammalia: Canidae) by means of standard and geometric morphometrics. In: I.Ya. Pavlinov and M.V. Kalyakin (Eds). Zoological research. Archives of the zoological museum of Moscow State University. Vol. 49. Moscow University publishing, Moscow: 413–427. [In Russian].

Nomokonova T.Yu., Losey R. J. and Goryunova O.I. 2009. Fauna of multilayered settlement Berloga (Small sea strait, Baikal). *Problems of archaeology, ethnography and anthropology of Siberia and adjacent territories*, **15**. C. 177–181. [In Russian].

Orlando L., Ginolhac A., Zhang G., Froese D., Froese D., Albrechtsen A., Stiller M., Schubert M., Cappellini E., Petersen B., Moltke I., Johnson PL., Fumagalli M., Vilstrup J.T., Raghavan M., Korneliussen T., Malaspinas A.S., Vogt J., Szklarczyk D., Kelstrup C.D., Vinther J., Dolocan A., Stenderup J., Velazquez A.M., Cahill J., Rasmussen M., Wang X., Min J., Zazula G.D., Seguin-Orlando A., Mortensen C., Magnussen K., Thompson J.F., Weinstock J., Gregersen K., Røed K.H., Eisenmann V., Rubin C.J., Miller D.C., Antczak D.F., Bertelsen M.F., Brunak S., Al-Rasheid K.A., Ryder O., Andersson L., Mundy J., Krogh A., Gilbert M.T., Kjær K., Sicheritz-Ponten T., Jensen L.J., Olsen J.V., Hofreiter M., Nielsen R., Shapiro B., Wang J. and Willerslev E. 2013. *Recalibrating Equus* evolution using the genome sequence of an early Middle *Pleistocene* horse. *Nature*, **499**: 74–78.

Orlando L., Metcalf J.L, Alberdi M.T., Telles-Antunes M., Bonjean D., Otte M., Martin F., Eisenmann V., Mashkour M., Morello F., Prado J.L., Salas-Gismondi R., Shockey B.J., Wrinn P.J., Vasil'ev S.K.,

Ovodov N.D., Cherry M. I., Hopwood B., Male D., Austin J.J., Hänni C. and Cooper A. 2009. Revising the recent evolutionary history of equids using ancient DNA. *Proceedings of National Academy of Sciences*, **106**(51): 21754–21759.

Ovodov N.D. 1987. Fauna of Paleolithic settlements Tolbaga and Varvarina Gora in western Transbaikalia. Materials of Russian Conference: The environment and ancient human in Late Anthropogene (2–8 June 1986, Ulan-Ude). Buryat Scientific Centre, Ulan-Ude: 122–140. [In Russian].

Ovodov N.D. and Panychev V.A. 1982. Fauna and radiocarbon dating of the Neolithic settlement Sagan-Zaba in Baikal region. Materials of Regional Conference: Problems of archaeology and ethnography in Siberia (7–9 April 1982, Irkutsk). Irkutsk State University publishing, Irkutsk: 66–68. [In Russian].

Plasteeva N.D., Burova N.D. and Kosintsev P.A. 2012. Eastern European horses (*Equus ferus* Boddaert, 1785) in the end of the Late Pleistocene. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series,* **117**: 3–11. [In Russian].

Plasteeva N.A. 2013. Horses (*Equus* (*Equus*)) in Late Pleistocene of Eastern Europe and the Urals. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. IPAE, Ekaterinburg, 21 p. [In Russian].

Plasteeva N.A., Vasiliev S.K. and Kosintsev P.A. 2015. *Equus* (*Sussemionus*) *ovodovi* Eisenmann et Vasiliev, 2011 from the Late Pleistocene of Western Siberia. *Russian Journal of Theriology*, **14**(2): 187–200. [In Russian].

Plasteeva N.A. 2016. Taxonomy and distribution of the Late Pleistocene horses (genus *Equus*) in Western Siberia. Materials of the Russian Conference: Ecology: facts, models hypothesis (11–15 April 2016, Ekaterinburg). Institute of plant and animal ecology, Ekaterinburg: 76–83. [In Russian].

Rusanov B.S. 1968. Biostratigraphy of Cenozoic deposits of southern Yakutia. Nauka, Moscow, 459 p. [In Russian].

Shchetnikov A.A., Klement'ev A.M., Filinov I.A. and Semeney E.Yu. 2015. Large mammals from the Upper Pleistocene reference sections in the Tunka Rift Valley, south-western Baikal region. *Stratigraphy and geological correlation*, **23**(2): 104–128. [In Russian].

Shchetnikov A.A., Klement'ev A.M., Semeney E.Yu., Sizov A.V., Filinov I.A. and Nikitenok V.V. 2012. Fossil mammal fauna from the Ust-Oda site (Upper Pleistocene, Pre-Baikal region). *Baikal zoological journal*, **2**: 5–11. [In Russian].

Sinitsyn A.A., Praslov N.D., Svezhencev Yu.S. and Sulerzhitsky L.D. 1997. Radiocarbon chronology of the Upper Paleolithic of the Eastern Europe. In: A.A. Sinitsyn, N.D. Praslov (eds). Radiocarbon chronology of the Upper Paleolithic of the Eastern Europe and Northern Asia. Problems and perspectives. Saint Petersburg: 21–66. [In Russian].

Spasskaya N.N. 2001. Intraspecific morphological variation in Przewalski's horse *Equus przewalskii* Poljakov, 1881. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. A.N. Severtsov IEE, Moscow, 25 p. [In Russian].

Tarasov P.E., Bezrukova E.V. and Krivonogov S.K. 2009. Late Glacial and Holocene changes in vegetation cover and climate in southern Siberia derived from a 15 kyr long pollen record from Lake Kotokel. *Climate of the Past*, **5**: 285–295.

Tarasov P., Bezrukova E., Karabanov E., Nakagawa T., Wagner M., Kulagina N., Letunova P., Abzaeva A., Granoszewski W. and Riedel, F. 2007. Vegetation and climate dynamics during the Holocene and Eemian interglacials derived from Lake Baikal pollen records. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **252**(3–4): 440–457.

van Asperen E.N. 2010. Ecomorphological adaptations to climate and substrate in late Middle Pleistocene caballoid horses. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **297**: 584–596.

van Asperen E.N. 2013. Implications of age variation and sexual dimorphism in modern Equids for middle Pleistocene Equid taxonomy. *International Journal of Osteoarchaeology*, **23**: 1–12.

van Asperen E.N. and Stefaniak K. 2011. Biśnik Cave and its biostratigraphical position based on equid remains. *Acta zoologica cracoviensia*, **54**: 55–76.

van Asperen E.N., Stefaniak K., Proskurnyak I. and Ridush B. 2012. Equids from Emine-Bair-Khosar Cave (Crimea, Ukraine): co-occurrence of the stenonid *Equus hydruntinus* and the caballoid *E. ferus latipes* based on skull and postcranial remains. *Palaeontologia Electronica*, **15** (1), 5A, 28p.

Vasiliev S.K., Zenin A.N., Serdyuk N.V. and Ul'yanov V.A. 2008. New data on Hyena cave (northwestern Altai). *Problems of archaeology, ethnography and anthropology of Siberia and adjacent territories,* **14**: 21–31. [In Russian].

Weinstock J., Willerslev E., Sher A., Tong W., Ho S.Y., Rubenstein D., Storer J., Burns J., Martin L., Bravi C., Prieto A., Froese D., Scott E., Xulong L. and Cooper A. 2005. Evolution, Systematics, and Phylogeography of Pleistocene Horses in the New World: A Molecular Perspective. *PLoS Biology*, **3**: 1373.

Представлена 27 сентября 2016; принята 14 марта 2017.